

L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae) Étude préalable à des recherches quantitatives

par Michel THIREAU, Roland BAUCHOT, Roland PLATEL et Jean-Marc RIDET *

Résumé. — Cette étude est réalisée sur une série d'individus ($n = 82$), appartenant à la sous-espèce *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, prélevée au cours d'une semaine de l'été 1972 dans une même localité (Bourg-d'Oueil, Haute-Garonne).

L'illustration des caractéristiques morphologiques de l'encéphale est suivie de l'analyse statistique des diverses données pondérales (somatique Ps, encéphalique Pe) et métriques (longueurs museau-cloaque a , de la queue b , totale c , de la tête d et du tronc e), ce travail constituant l'étape préalable à de prochaines investigations de neuroanatomie quantitative chez les Urodèles.

L'analyse de la variabilité de ces mesures est suivie du calcul du coefficient d'allométrie de la relation Pe/Ps; divers procédés ont été retenus : coefficient de régression, axe majeur réduit, axe principal de l'ellipse de distribution. Les valeurs obtenues sont voisines de 0,48 et diffèrent sensiblement de ce qui a été récemment trouvé chez d'autres Vertébrés. La variabilité intrinsèque du poids encéphalique est de l'ordre de 9 % de la valeur moyenne.

La comparaison des diverses relations Pe/valeurs métriques et valeurs métriques/Ps montre que parmi ces dernières c'est la longueur museau-cloaque a qui doit être retenue de préférence, comme grandeur de référence, à la place du poids somatique Ps, lorsque la mesure de celui-ci risque d'être entachée d'erreurs (reproduction, captivité).

Il a été possible, enfin, de déterminer un poids somatique moyen, $Ps = 17,52$ g, et un poids encéphalique moyen, $Pe = 43,1$ mg, qui pourront caractériser l'« adulte » de *S. s. fastuosa*, dans des études comparées à venir.

Abstract. — This study is based on a series of individuals ($n = 82$) belonging to subspecies *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, collected in the course of one week Summer of 1972 in the same locality (Bourg-d'Oueil, Haute-Garonne).

The illustration of the morphological traits of the brain is followed by statistical analysis of the various weight (somatic Ps, encephalic Pe) and metric (snout-vent a , tail b , total c , head d , and trunk e length) data. This serves as the preliminary phase of the forthcoming investigations in quantitative neuro-anatomy in Urodeles.

The analysis of the variation of these measurements is followed by the calculation of the coefficient of allometry of the Pe/Ps relationship; other parameters were also employed: coefficient of regression, reduced major axis, principal axis of the ellipse of the distribution. Values obtained are approximately 0.48 and differ quite clearly from those obtained among other Vertebrates. The intrinsic variation of the encephalic weight is of the order of 9 % of the mean value.

Comparison of the various relationships Pe/metric values and metric values/Ps shows that among the latter, the snout-vent length a is preferable as standard reference, instead of the somatic weight Ps, which is liable to some errors (depending on reproductive or captive state).

Finally, it was possible to determine a mean somatic weight, $Ps = 17.52$ g, and a mean encephalic weight, $Pe = 43.1$ mg, which would characterize the "adult" of *S. s. fastuosa* in future comparative studies.

* Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons) du Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 5005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.

INTRODUCTION

La connaissance de l'architecture cérébrale des Urodèles, par les méthodes de l'histologie classique, a été dominée pendant plus de quarante ans par les travaux de HERRICK qui en a donné la synthèse dans une monographie de l'encéphale d'*Ambystoma tigrinum* Green (HERRICK, 1948). Les études plus récentes font davantage appel aux techniques de l'histochimie (SREBRO, 1970), de l'histoenzymologie (WÄCHTLER, 1966), de la microscopie électronique (QUAGLIA et MINELLI, 1968 ; KOSTAYAN, 1971 ; VIGH-TEICHMANN, VIGH et AROS, 1971) qui s'ajoutent aux apports de l'embryologie expérimentale (RICHTER et SCHULZE, 1970 ; WINKELMANN et WINKELMANN, 1970) et de l'électrophysiologie (GOODMAN et WEINBERGER, 1969). L'analyse des structures nucléaires mises en évidence par la méthode de Nissl trouve cependant un regain d'intérêt si elle est suivie d'une estimation quantifiée de leur importance volumétrique ; l'interprétation des résultats d'une telle démarche conduit alors à des considérations phylogénétiques, adaptatives ou même fonctionnelles (BAUCHOT, 1963, pour les Insectivores). Chez les Urodèles les rares tentatives de quantification des structures cérébrales sont dues, en particulier, à NOLTE (1953) et RÖHRS (1955) ; nous ne pouvons, dans cette étude préliminaire, en discuter ni les méthodes, ni les résultats obtenus.

L'étude quantitative des formations encéphaliques nécessite la connaissance du poids de la totalité de l'encéphale (Pc) et d'une grandeur de référence, le plus souvent le poids somatique (Ps), qui tient lieu de variable indépendante. Il est aisé pour toute espèce de Mammifère ou d'Oiseau de déterminer un Pc et un Ps moyens d'adulte ; en revanche, les animaux à croissance continue demandent auparavant que l'on définisse les caractéristiques de l'état adulte. Des études récentes réalisées chez divers Vertébrés à sang froid nous ont permis de résoudre ce problème à l'occasion de l'analyse de la relation d'allométrie Pe/Ps au sein d'un échantillonnage diversifié d'individus de la même espèce : *Scincus scincus* L. (PLATEL et BAUCHOT, 1970), *Agama agama* L. (BAUCHOT, PLATEL et PETERMANN, 1972), *Scyliorhinus canicula* (L.) (RIDET, BAUCHOT, DELFINI, PLATEL et THIREAU, 1973), *Salmo gairdneri* Richardson (BAUCHOT, PLATEL, RIDET et THIREAU, 1973). Le poids somatique est cependant une donnée qui peut subir des variations dont il est difficile d'apprécier l'amplitude (variations saisonnières, hibernation, reproduction — surtout chez les femelles —, quête plus ou moins aisée de la nourriture, captivité). Nous avons cherché dans les études précédemment citées à lui substituer une mensuration métrique moins sujette à de telles perturbations. Il s'agit de la longueur museau-cloaque chez les lézards, préanale chez la Truite (*Salmo gairdneri* Richardson), et totale chez la petite Roussette (*Scyliorhinus canicula* (L.)). Nous nous proposons de réaliser ici une étude comparable chez un Urodèle ; *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, forme d'assez grande taille, a été retenue parce qu'elle semble représentative du « type moyen » de cet ordre.

MATÉRIEL ET MESURES

Salamandra salamandra fastuosa Schreiber, la Salamandre tachetée, a été récoltée par l'un de nous dans la vallée d'Oueil (Bourg-d'Oueil, Haute-Garonne) au cours d'une

mission du Muséum national d'Histoire naturelle, du 17 au 31 juillet 1972 (Mission B/207). La série d'échantillons ($n = 82$) a été prélevée sur le terrain, au hasard, au sein d'une population naturelle. L'examen du mamelon cloacal et des gonades permet d'y reconnaître 49 mâles et 26 femelles ; les 7 autres individus sont de petite taille et il n'a pas été possible d'en déterminer le sexe par examen direct.

La capture des animaux, maintenus ensuite à jeun, a été réalisée pendant une semaine à la fin de laquelle nous avons effectué les mesures pour l'ensemble de la série. Nous avons jugé bon d'uniformiser les conditions de pesée en soustrayant du poids somatique de chaque animal le poids des contenus stomacal et cœcal ; par ailleurs, 11 femelles présentaient des gonades à un état de maturité avancé qui nous a conduits à ne pas prendre en considération le poids de la plus grande partie des ovoocytes. Le résultat de ces diverses pondérations est, pour chaque animal, un poids somatique « corrigé » Ps, qui sera le seul à être retenu par la suite. Sa mesure se fait au demi-décigramme près, soit avec une précision d'environ trois pour cent.

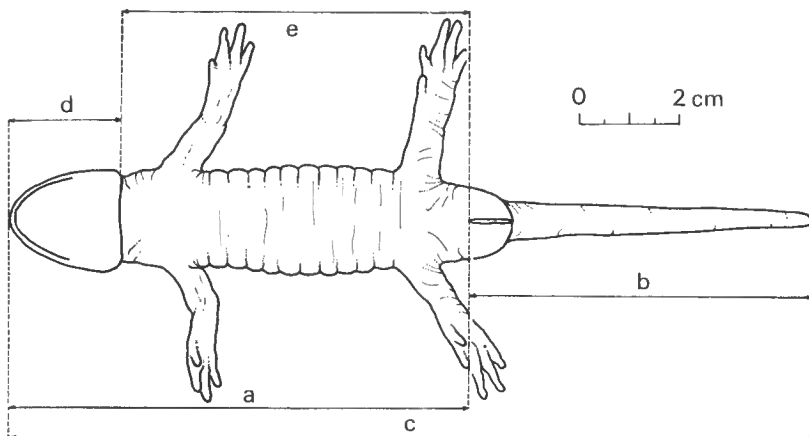


FIG. 1. — Vue ventrale schématique de *Salamandra salamandra fastuosa* avec indication des mesures effectuées. Longueur museau-cloaque (a), longueur de la queue (b), longueur totale (c), longueur de la tête (d), longueur du tronc (e).

La figure 1 indique les diverses longueurs relevées sur chaque animal, le dos placé sur une feuille de papier millimétré, après avoir subi une anesthésie poussée. Les longueurs a (museau-cloaque) et c (totale) sont mesurées au millimètre près, la longueur d (céphalique) au demi-millimètre près. Les longueurs b (de la queue) et e (du tronc) sont déduites des précédentes par calcul. Les mesures réalisées avec la plus faible erreur relative concernent a (museau-cloaque) et c (totale) ; la taille de la tête est trop faible pour que sa mesure s'accompagne d'une précision du même ordre, malgré la moindre erreur absolue commise.

L'encéphale, partiellement dégagé dorsalement, est laissé en place pendant un court temps de préfixation durant lequel la tête, séparée du tronc, est entièrement immergée dans un excès de Bouin aqueux. Après durcissement, l'encéphale est isolé par sections de la moelle épinière au niveau de la première paire de nerfs rachidiens, des nerfs crâniens

TABLEAU I. — Ensemble des données numériques de *Salamandra salamandra fastuosa*.

N°	Ps	a	b	c	d	e	Pe
01	32,40	98,0	83,0	181,0	23,0	75,0	0,0495
02	12,75	71,0	57,0	128,0	18,0	53,0	0,0312
03	26,30	91,0	75,0	166,0	22,0	69,0	0,0392
04	21,80	92,0	79,0	171,0	21,5	70,5	0,0481
05	19,25	88,0	71,0	159,0	21,0	67,0	0,0422
06	15,65	85,0	66,0	151,0	20,5	64,5	0,0401
07	20,90	90,0	74,0	164,0	20,0	70,0	0,0411
08	17,40	82,0	59,0	141,0	19,0	63,0	0,0365
09	20,90	91,0	78,0	169,0	22,0	69,0	0,0406
10	7,10	60,0	46,0	106,0	15,5	44,5	0,0273
11	12,20	73,0	56,0	129,0	19,0	54,0	0,0330
12	20,75	90,0	73,0	163,0	20,0	70,0	0,0432
13	24,45	95,0	75,0	170,0	21,0	74,0	0,0524
14	31,10	104,0	81,0	185,0	22,0	82,0	0,0527
15	24,85	100,0	81,0	181,0	21,5	78,5	0,0515
16	24,10	93,0	82,0	175,0	20,0	73,0	0,0481
17	21,80	86,0	73,0	159,0	20,0	66,0	0,0415
18	12,60	75,0	67,0	142,0	17,0	58,0	0,0341
19	28,65	103,0	81,0	184,0	25,0	78,0	0,0497
20	21,05	89,0	68,0	157,0	21,0	68,0	0,0363
21*	4,85	57,0	43,0	100,0	13,0	44,0	0,0206
22	18,10	85,0	72,0	157,0	19,0	66,0	0,0387
23	19,90	86,0	71,0	157,0	20,0	66,0	0,0411
24	17,20	88,0	53,0	141,0	21,0	67,0	0,0434
25	17,10	83,0	72,0	155,0	19,0	64,0	0,0380
26	16,25	80,0	60,0	148,0	19,0	61,0	0,0374
27	15,90	85,0	66,0	151,0	20,5	64,5	0,0397
28	17,55	81,0	69,0	150,0	20,0	61,0	0,0409
29	12,35	72,0	61,0	133,0	18,0	54,0	0,0335
30	20,25	85,0	73,0	158,0	21,0	64,0	0,0419
31	21,15	92,0	86,0	178,0	20,0	72,0	0,0427
32	24,75	93,0	82,0	175,0	22,0	71,0	0,0428
33	16,60	83,0	67,0	150,0	20,0	63,0	0,0410
34	31,10	102,0	87,0	189,0	24,0	78,0	0,0605
35	16,40	80,0	62,0	142,0	20,0	60,0	0,0337
36	22,05	90,0	75,0	165,0	21,0	69,0	0,0434
37	16,20	79,0	57,0	136,0	20,0	59,0	0,0370
38	11,40	73,0	56,0	129,0	17,5	55,5	0,0311
39*	2,37	42,0	29,0	71,0	11,0	31,0	0,0177
40*	1,04	34,0	26,0	60,0	9,5	24,5	0,0107
41	25,40	91,0	70,0	161,0	21,0	70,0	0,0403
42	28,75	100,0	80,0	180,0	23,0	77,0	0,0486
43	19,95	91,0	76,0	167,0	21,5	69,5	0,0398
44	14,50	68,0	72,0	140,0	19,5	48,5	0,0367
45	21,45	92,0	82,0	174,0	22,5	69,5	0,0489

No	Ps	a	b	c	d	e	Pe
46	24,50	92,0	71,0	163,0	22,0	70,0	0,0495
47	22,55	86,0	71,0	157,0	20,0	66,0	0,0424
48	16,55	87,0	66,0	153,0	22,0	65,0	0,0424
49	17,00	82,0	63,0	145,0	19,0	63,0	0,0447
50	14,20	75,0	53,0	128,0	19,0	56,0	0,0349
51	22,55	92,0	74,0	166,0	22,0	70,0	0,0462
52	20,15	84,0	64,0	145,0	20,0	61,0	0,0436
53	19,90	96,0	55,0	151,0	20,0	76,0	0,0378
54	12,45	76,0	58,0	134,0	20,0	56,0	0,0353
55	13,30	77,0	58,0	135,0	19,0	58,0	0,0349
56	20,70	92,0	72,0	164,0	23,0	69,0	0,0463
57	22,70	92,0	78,0	170,0	23,0	69,0	0,0523
58	19,65	88,0	78,0	166,0	22,0	66,0	0,0441
59	14,85	82,0	59,0	141,0	19,5	62,5	0,0356
60	13,25	81,0	61,0	142,0	19,0	62,0	0,0355
61*	3,70	50,0	34,0	84,0	12,5	37,5	0,0195
62	20,90	96,0	79,0	175,0	23,5	72,5	0,0509
63*	1,60	37,0	25,5	62,5	11,0	26,0	0,0115
64	15,15	80,0	67,0	147,0	19,0	61,0	0,0356
65	14,85	76,0	63,0	139,0	18,5	57,5	0,0350
66	15,00	82,0	66,0	148,0	18,5	63,5	0,0432
67	15,80	90,0	59,0	169,0	23,0	67,0	0,0416
68	16,25	78,0	70,0	148,0	19,0	59,0	0,0334
69	17,25	82,0	62,0	144,0	18,5	63,5	0,0379
70	16,70	77,0	64,0	141,0	18,0	59,0	0,0374
71	21,15	88,0	69,0	157,0	20,0	68,0	0,0377
72	26,15	101,0	74,0	175,0	23,5	77,5	0,0541
73	19,70	91,5	73,5	165,0	21,5	70,0	0,0420
74	13,70	78,0	57,0	135,0	19,0	59,0	0,0324
75	26,45	101,0	80,0	181,0	23,5	77,5	0,0484
76	14,20	75,0	60,0	135,0	18,0	57,0	0,0330
77*	1,10	33,0	24,0	57,0	8,5	24,5	0,0118
78	15,80	90,0	75,0	165,0	22,0	68,0	0,0405
79	13,15	73,0	57,0	130,0	17,0	56,0	0,0311
80	8,40	66,0	54,0	120,0	16,0	50,0	0,0284
81	12,10	72,0	52,0	124,0	18,0	54,0	0,0331
82*	4,55	50,0	37,0	87,0	12,0	38,0	0,0217

No : numéro de protocole ; Ps : poids somatique corrigé ; a : longueur museau-cloaque ; b : longueur de la queue ; c : longueur totale ; d : longueur de la tête ; e : longueur du tronc ; Pe : poids encéphalique.

Les poids sont en grammes ; les mensurations somatiques sont en millimètres. Les numéros des femelles sont en caractères gras ; ceux des juvéniles sont suivis d'un astérisque ; les autres numéros correspondent aux mâles.

et des tractus optiques immédiatement au voisinage de leur point d'émergence. Il est ensuite plongé à nouveau dans le fixateur jusqu'au moment de la pesée, sans que ce séjour n'excède cependant 5 heures. On sait que dans ces conditions le poids mesuré diffère peu du poids frais (BAUCHOT, 1967). Pour la Salamandre, le poids encéphalique Pe est obtenu au dix-millième de gramme près, soit avec une précision moyenne de l'ordre de trois pour mille.

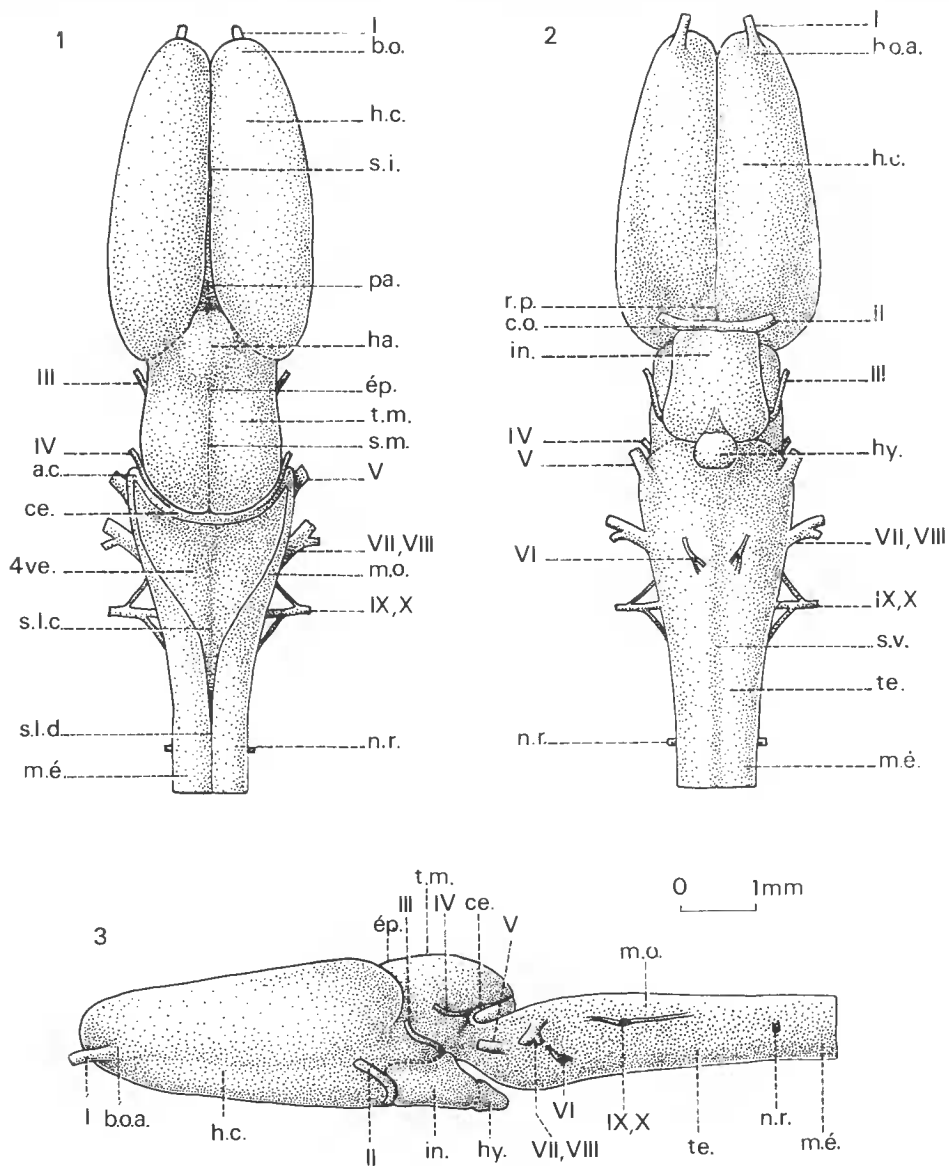


FIG. 2. — Dessins de l'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* ; vues dorsale (1), ventrale (2) et latérale (3).

a.c., auricule du cervelet ; b.o., bulbe olfactif ; b.o.a., bulbe olfactif accessoire ; c.o., chiasma optique ; ce., cervelet ; ép., épiphysc ; h.c., hémisphère cérébral ; ha., habénula ; hy., hypophysc ; in., infundibulum ; m.é., moelle épinière ; m.o., medulla oblongata ; n.r., nerf rachidien (1^{re} paire) ; pa., paraphysc ; r.p., région préoptique ; s.i., sillon interhémisphérique ; s.l.c., sillon longitudinal central de la medulla oblongata ; s.l.d., sillon longitudinal dorsal de la moelle épinière ; s.m., sillon médian du mésencéphale ; s.v., sillon ventral de la moelle épinière ; t.m., toit du mésencéphale ; te., tegmentum ; I-X, nerfs crâniens ; 4 ve., toile choroïdienne du quatrième ventricule.

(Erratum : sur les clichés 2 et 3 à la place de te., lire m.o.)

Les diverses données numériques pondérales (somatique Ps, encéphalique Pe) et métriques (longueurs a , b , c , d et e) ont été rassemblées dans le tableau I.

Nous n'avons pas jugé utile de donner à nouveau une description détaillée de la morphologie externe de l'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* ; on pourra se reporter aux travaux de FRANCIS (1934) pour le genre *Salamandra* Laurenti, ou de SIGNORET (1959) pour *Pleurodeles wallesi* Michahelles qui en diffèrent très peu. Nous en rappelons simplement les aspects dorsal, ventral et latéral gauche ainsi qu'une reconstruction schématique du plan sagittal médian (fig. 2 a, b, c et fig. 3).

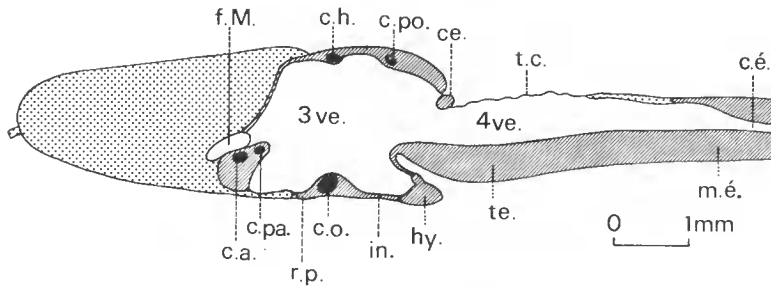


FIG. 3. — Coupe sagittale médiane schématique de l'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa*.

(Les structures couvertes de pointillés ne figurent pas dans le plan sagittal.)

c.a., commissure antérieure ; c.é., canal épéndymaire ; c.h., commissure habéculaire ; c.o., chiasma optique ; c.pa., commissure palliée ; c.po., commissure postérieure ; ce., cervelet ; f.M., foramen de Monro ; hy., hypophyse ; in., infundibulum ; m.é., moelle épinière ; r.p., région préoptique ; t.c., toile choroïdienne ; te., tegmentum ; 3 ve., troisième ventricule ; 4 ve., quatrième ventricule.

Nous envisagerons successivement la variabilité pondérale et métrique, puis la relation d'allométrie pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps. La détermination d'un Pe et d'un Ps moyens de l'espèce sera précédée du choix d'une grandeur de référence métrique capable de se substituer au poids somatique Ps dans les conditions particulières définies plus haut.

ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ PONDÉRALE ET MÉTRIQUE

L'étude de la variabilité des données pondérales et métriques a été réalisée pour la totalité des individus de l'échantillonnage ainsi que pour les 49 mâles et les 26 femelles pris isolément. Pour chaque ensemble de valeurs, ont été calculées la moyenne arithmétique m , l'écart-type σ , ainsi que l'erreur standard pour cent $S_m \%$, c'est-à-dire l'écart-type rapporté à la moyenne ; cette valeur permet de comparer directement la variabilité de deux données dont les moyennes sont différentes. La variabilité du poids somatique Ps n'est cependant pas directement comparable à celles des valeurs métriques : le poids somatique est l'homologue d'un volume (L^3) alors que les valeurs métriques sont des grandeurs linéaires (L) ; aussi avons-nous complété notre analyse par le calcul de la variabilité de sa racine cubique, $\sqrt[3]{Ps}$. Le test de Student t , appliqué aux diverses moyennes fournies

par les individus mâles et les individus femelles, nous indique la significativité et le taux de sécurité des différences que l'on peut relever d'un sexe à l'autre.

TABLEAU II. — Variabilité pondérale et métrique chez *Salamandra salamandra fastuosa*.

GRANDEUR	CLASSE	MOYENNE m	TEST DE STUDENT t	SÉCURITÉ	ÉCART-TYPE σ	ERREUR STANDARD Sm %
Pe	T	0,0387			0,0095	24,49
	M	0,0422	2,54	98 %	0,0065	15,43
	F	0,0383			0,0062	16,33
Ps	T	17,52			6,79	38,78
	M	19,42	1,17	70 %	5,08	26,10
	F	17,89			5,57	31,13
$\sqrt[3]{Ps}$	T	25,28			4,42	17,49
a	T	81,87			15,04	18,37
	M	85,95	0,58	30 %	8,93	10,39
	F	84,58			10,10	11,95
b	T	65,31			13,95	21,36
	M	70,24	2,24	95 %	9,07	12,91
	F	65,13			9,36	14,36
c	T	147,52			28,46	19,29
	M	156,35	1,13	70 %	16,92	10,82
	F	150,34			18,86	12,54
d	T	19,54			3,22	16,46
	M	20,44	0,65	50 %	1,80	8,79
	F	20,12			2,16	10,74
e	T	62,34			12,00	19,25
	M	65,51	0,54	30 %	7,40	11,30
	F	64,46			8,27	12,83

Pe : poids encéphalique ; Ps : poids somatique ; a : longueur museau-eloaque ; b : longueur de la queue ; c : longueur totale ; d : longueur de la tête ; e : longueur du tronc ; T : série totale (n = 82) ; M : classe des mâles (n' = 49) ; F : classe des femelles (n'' = 26).

La comparaison des diverses erreurs standard pour cent (tabl. II, dernière colonne) montre que pour chaque donnée la variabilité pondérale est toujours plus forte que la variabilité métrique ; celle du poids encéphalique est cependant inférieure à celle du poids somatique, ce qui ne saurait surprendre, le poids encéphalique étant l'une des données pondérales les plus stables (BAUCHOT, PLATEL et PETERMANN, 1972). La variabilité de la racine cubique du poids somatique est en revanche du même ordre que celles des valeurs métriques.

Si on fait intervenir le sexe des animaux, on constate que la moyenne de chacune des variables étudiées est plus élevée chez les mâles que chez les femelles (tabl. II). Cette différence est significative dans le cas du poids encéphalique Pe (t = 2,54, probabilité 98 %) et de la longueur de la queue b (t = 2,24, probabilité 95 %), plus médiocrement pour le

poids somatique P_s ($t = 1,17$, probabilité 70 %) et la longueur totale c ($t = 1,13$, probabilité 70 %;) elle n'est pas significative pour les longueurs céphalique d ($t = 0,65$, probabilité 50 %), museau-cloaque a ($t = 0,58$, probabilité 30 %), du tronc e ($t = 0,54$, probabilité 30 %). On ne peut cependant pas savoir pour l'instant si nous sommes en présence d'un dimorphisme sexuel « vrai », qui persiste lorsque l'on compare des animaux de même poids ou de même taille ne différant que par le sexe. L'analyse des relations encéphalo-somatiques pondérale et métriques (P_e/P_s et $P_e/\text{longueurs}$) nous fournira l'occasion de nous prononcer à ce sujet.

Si l'on recherche une grandeur de référence autre que le poids somatique, la seule étude de leur variabilité ne permet pas de faire un choix parmi les diverses données métriques. En revanche, l'absence de dimorphisme sexuel à leur niveau peut être un argument en faveur du choix des longueurs d (céphalique), a (museau-cloaque) et e (tronc).

LA RELATION PONDÉRALE ENCÉPHALO-SOMATIQUE P_e/P_s

a. Méthode

Les croissances pondérales du corps et de l'encéphale sont des phénomènes allométriques liés par la relation :

$$P_e = k. P_s^\alpha$$

Cette fonction puissance, qu'il est plus aisé d'étudier après transformation logarithmique

$$\log P_e = \alpha. \log P_s + \log k$$

a pour représentation graphique une droite dont la pente α est le coefficient d'allométrie et $\log k$ l'ordonnée à l'origine. La détermination des paramètres de cette équation est un problème d'ajustement dont les résultats sont d'autant plus significatifs que l'effectif de l'échantillonnage est élevé et que les variables ($\log P_e$ et $\log P_s$) présentent une large amplitude. Le calcul d'un coefficient de corrélation r permet de connaître l'étroitesse de la liaison entre les variables, ce que l'on peut également apprécier sur graphique, par examen de la dispersion des points figuratifs des couples de valeurs $\log P_e$, $\log P_s$. Nous avons utilisé trois méthodes pour le calcul de cette pente ; les valeurs trouvées sont distinctes mais restent néanmoins voisines. Il s'agit de la pente de la droite de régression (coefficient de régression CR), pour le calcul de laquelle on admet que le poids encéphalique est fonction du poids somatique sans que l'inverse soit vrai, ce qui n'a pas été démontré ; de la pente de l'axe majeur réduit (AMR) où l'on suppose en revanche que chacune des variables est indépendante de l'autre ; de la pente de l'axe principal de l'ellipse de distribution (AP), qui a l'inconvénient de valoriser les points figuratifs situés aux pôles de cette dernière. De ces trois méthodes, celle qui fait usage de l'axe majeur réduit nous semble préférable et nous en retiendrons les valeurs pour les calculs ultérieurs ; nous indiquerons cependant, chaque fois que cela sera possible, les valeurs que nous apportent les autres méthodes (AP et CR).

b. Résultats

La représentation graphique des couples de valeurs $\log Pe$, $\log Ps$ et de la droite d'ajustement (AMR) qui leur correspond pour l'ensemble de la série (fig. 4) montre une ségrégation très nette entre les petits individus et les animaux dont on a pu déterminer le sexe. Le nuage des points représentatifs de ces derniers ne permet pas d'autre fractionnement.

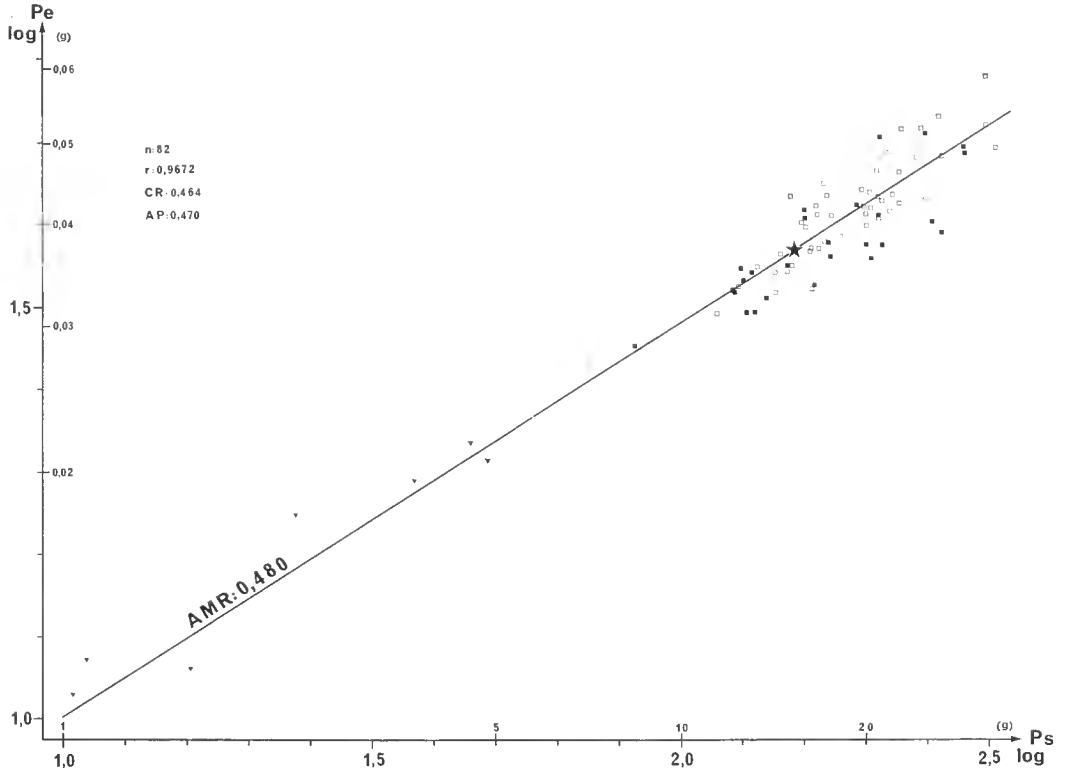


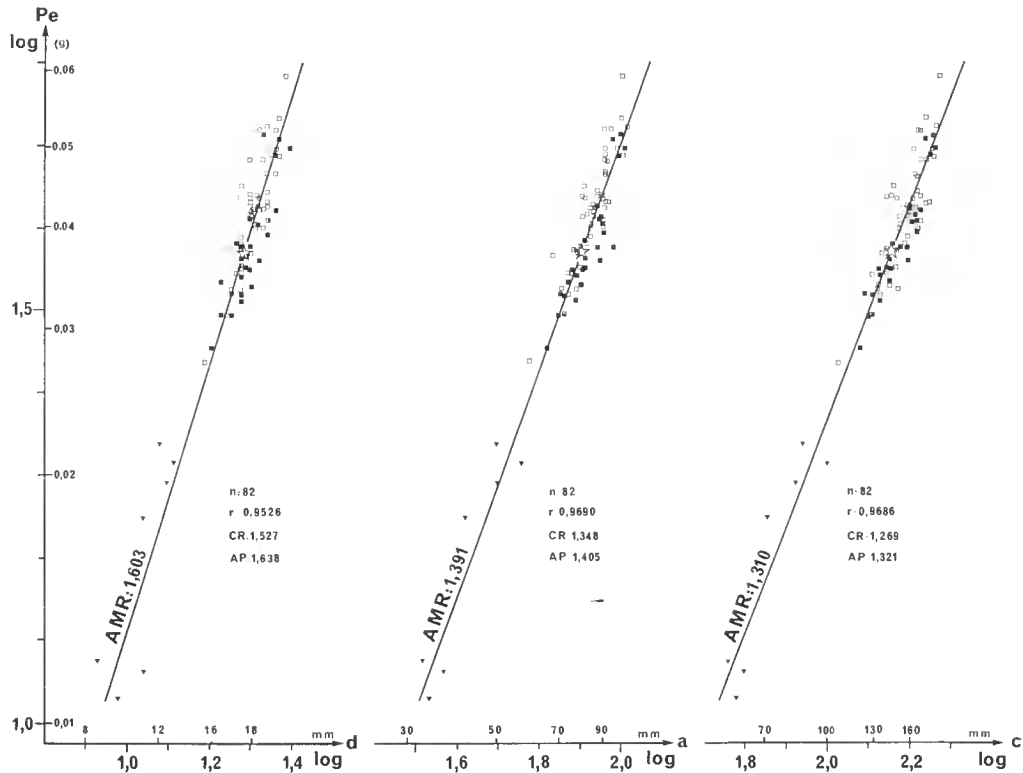
FIG. 4. — La relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps , chez *Salamandra salamandra fastuosa*. Coordonnées logarithmiques. Les logarithmes correspondent aux Pe exprimés en mg et aux Ps exprimés en dg ; les valeurs brutes de ces deux variables sont rappelées en g. Les individus mâles sont représentés par des carrés clairs, les individus femelles par des carrés noirs, les juvéniles par des triangles noirs ; le centre de gravité est indiqué par une étoile.

AMR, axe majeur réduit ; AP, axe principal de l'ellipse ; CR, coefficient de régression ; n, effectif ; r, coefficient de corrélation.

On qualifiera de juvéniles les 7 individus de petite taille alors que les 49 mâles et les 26 femelles seront tous considérés comme des individus « adultes ». La même droite d'ajustement convient cependant aux 7 juvéniles et aux 75 « adultes », ce qui permet de préciser qu'aucune modification n'intervient dans la nature de la relation Pe/Ps lorsqu'on passe du premier état au second. Les caractéristiques de cette relation Pe/Ps pour la totalité de l'échantillonnage sont les suivantes : $r = 0,9672$; $AMR = 0,480$; $AP = 0,470$; $CR = 0,464$. Le coefficient d'allométrie trouvé chez *Salamandra salamandra fastuosa* est bien

plus élevé que ceux fournis par des études comparables chez d'autres Vertébrés Tétrapodes : *Scincus scincus* L., Reptile, Saurien 0,367 (CR) (PLATEL et BAUCHOT, 1970) ; *Gallus domesticus* L., Oiseau, Galliforme 0,365 (AMR) au cours de la période postnatale (PLATEL, BAUCHOT et DELFINI, 1973) ; *Rattus norvegicus* (Berkenhout), Mammifère, Rongeur 0,239 (AMR) (BAUCHOT et GUERSTEIN, 1970). Il est, en revanche, plus proche de ceux trouvés, toujours à l'aide de la même méthode, chez *Scyliorhinus canicula* (L.), Chondrichthyen, Sélacien 0,556 (AMR) (RIDET, BAUCHOT, DELFINI, PLATEL et THIREAU, 1973) et *Salmo gairdneri* Richardson, Osteichthyen, Téléostéen 0,489 (AMR) (BAUCHOT, PLATEL, RIDET et THIREAU, 1973).

La seule étude de la Salamandre ne permet pas de formuler une hypothèse sur l'éventuelle signification phylogénétique de ce coefficient d'allométrie Pe/Ps intraspécifique. Une récente étude de PLATEL (1972) a montré que la valeur 0,392 (CR) pouvait être considérée comme une caractéristique du groupe des Sauriens, de même que BAUCHOT et STEPHAN (1964) avaient trouvé 0,23 (CR) pour diverses espèces d'Insectivores. L'analyse d'autres



g. 5. — Les relations Pe/d (longueur céphalique), Pe/a (longueur museau-cloaque) et Pe/c (longueur totale) chez *Salamandra salamandra fastuosa*. Coordonnées logarithmiques. Les logarithmes en ordonnée correspondent aux poids encéphaliques exprimés en milligrammes (valeurs brutes rappelées en grammes) ; les logarithmes de l'abscisse correspondent aux diverses longueurs exprimées en millimètres. Mêmes conventions que pour la figure 4.

espèces est nécessaire pour formuler une conclusion analogue et déterminer une valeur qui soit propre à l'ensemble des Urodèles.

L'étude de la relation Pe/Ps fournit l'occasion d'apprécier de façon plus satisfaisante la variabilité qui règne au niveau du poids encéphalique. En effet, si par chaque point représentatif des couples ($\log Pe, \log Ps$) on mène la parallèle à la droite d'allométrie (AMR), cette droite coupe l'axe des ordonnées en autant de points $\log k_j$; k_j correspond au poids encéphalique Pe (exprimé en mg) lorsque le poids somatique est ramené à l'unité de mesure choisie (le dg). Cette connaissance des diverses valeurs de K_j (que l'on peut qualifier d'intrinsèques, puisqu'on élimine les perturbations qu'introduit la variable concomitante Ps), permet de connaître la variabilité réelle du poids encéphalique, par le calcul de l'erreur standard % correspondante, soit 9 % (la valeur moyenne des K_j est de 3,35 mg pour un Ps ramené à 1 dg), ce qui est bien inférieur à la variabilité globale du Pe calculée plus haut (24,5 %).

RECHERCHE D'UNE GRANDEUR DE RÉFÉRENCE MÉTRIQUE
POUR DES ÉTUDES DE NEUROANATOMIE QUANTITATIVE

Nous avons déjà mentionné l'intérêt de rechercher une donnée métrique capable d'être substitué au poids somatique lorsque la connaissance de ce dernier ne s'assortit pas de garanties suffisantes. A cet effet on a analysé, de la même façon que pour Pe/Ps ,

TABLEAU III. — Étude de diverses corrélations chez *Salamandra salamandra fastuosa*.

RELATION	COEFFICIENT DE CORRÉLATION r	COEFFICIENT DE AXE PRINCIPAL		AXE MAJEUR RÉDUIT AMR
		RÉGRESSION CR	AP	
Pe/Ps	0,9672	0,464	0,470	0,480
$Pe/\sqrt[3]{Ps}$	0,9648	1,389	1,458	1,440
Pe/a	0,9690	1,348	1,405	1,391
Pe/b	0,9412	1,121	1,204	1,191
Pe/c	0,9686	1,269	1,321	1,310
Pe/d	0,9526	1,527	1,638	1,603
Pe/e	0,9635	1,269	1,330	1,317
a/Ps	0,9825	0,339	0,340	0,345
b/Ps	0,9554	0,385	0,389	0,402
c/Ps	0,9809	0,359	0,361	0,366
d/Ps	0,9595	0,287	0,289	0,299
e/Ps	0,9788	0,356	0,361	0,364

Pe : poids encéphalique ; Ps : poids somatique ; a : longueur museau-cloaque ; b : longueur de la queue ; c : longueur totale ; d : longueur de la tête ; e : longueur du tronc.

les diverses relations $Pe/\text{grandeurs linéaires}$, soit : Pe/a , Pe/b , Pe/c , Pe/d et Pe/e ainsi que $Pe/\sqrt[3]{Ps}$ (tabl. III, fig. 5). Les diverses pentes obtenues révèlent une allométrie positive dont les coefficients ont une valeur triple de celui de la relation Pe/Ps , exactement

dans le cas de la relation $Pe/\sqrt[3]{Ps}$ ($1,440 = 3 \times 0,480$), et de façon très approchée dans le cas de la relation Pc/a ($1,391$). Le classement des diverses longueurs en fonction du coefficient de corrélation qui les lie au poids encéphalique donne le résultat suivant : a , c , e , d et b . C'est donc la longueur museau-cloaque a qui suit au plus près les variations du poids

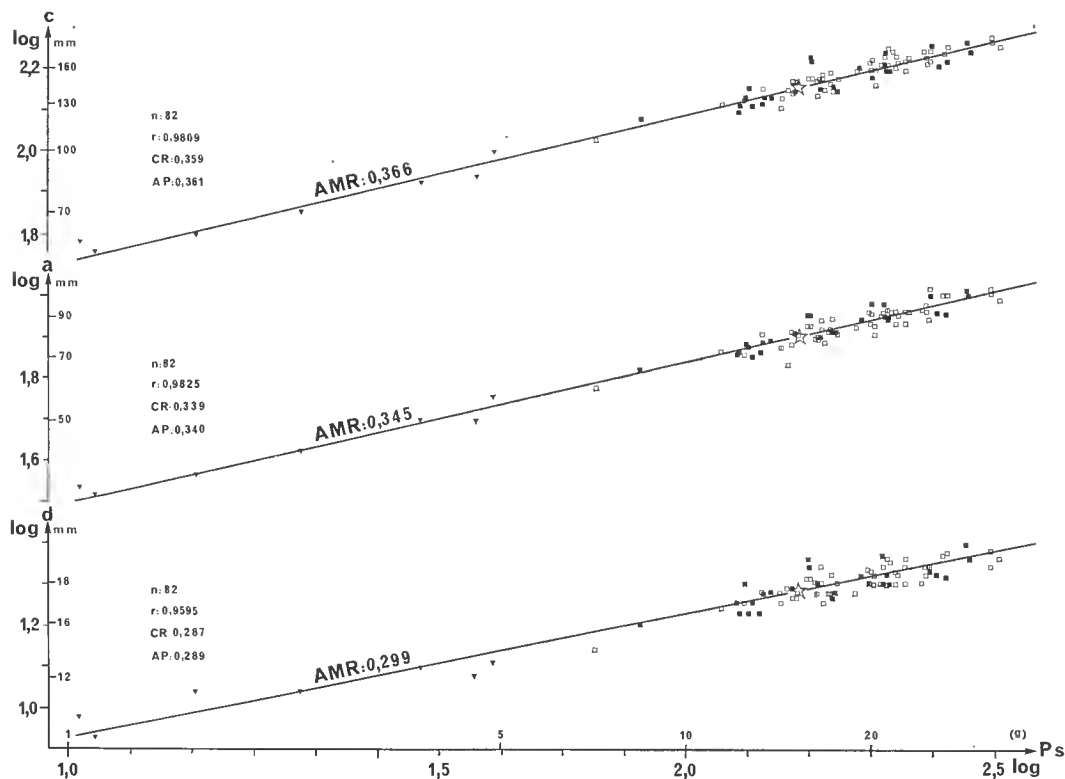


FIG. 6. — Les relations d (longueur céphalique)/ Ps , a (longueur museau-cloaque)/ Ps , et c (longueur totale)/ Ps chez *Salamandra salamandra fastuosa*. Coordonnées logarithmiques. Les logarithmes de l'abscisse correspondent aux poids somatiques Ps exprimés en dg (valeurs brutes rappelées en grammes); les logarithmes en ordonnée correspondent aux diverses longueurs exprimées en millimètres. Mêmes conventions que pour la figure 4.

encéphalique. Ce fait, déjà mis en évidence chez les Lézards (PLATEL et BAUCHOT, 1970; BAUCHOT, PLATEL et PETERMANN, 1972), autorise également chez *Salamandra salamandra fastuosa* l'usage de cette grandeur comme référence à la place du poids somatique. Peut-être même ce choix présente-t-il encore davantage d'intérêt chez les Urodèles dont la morphologie montre moins de diversité que chez les Lézards.

L'étude des relations longueurs/ Ps complète les résultats qui précèdent (tabl. III, fig. 6). La comparaison des coefficients de corrélation a/Ps , b/Ps , c/Ps , d/Ps et e/Ps montre que c'est encore la distance museau-cloaque a qui suit au plus près les variations du

poids somatique ; le classement des diverses données métriques en fonction du coefficient d'allométrie (par rapport à la valeur théorique 0,333) conduit également à donner la préférence à la longueur museau-cloaque (tabl. III, 8^e ligne).

LE DIMORPHISME SEXUEL

Nous avons vu précédemment qu'il existe une différence significative entre le poids de l'encéphale des mâles et celui des femelles sans qu'il soit possible de préciser si cette différence est simplement liée ou non à une différence de taille somatique. L'étude des relations Pe/Ps et Pe/a chez les adultes ($n = 75$), les individus mâles ($n = 49$) et les individus femelles ($n = 26$), permet d'apporter quelques précisions à l'égard d'un éventuel dimorphisme sexuel pour ces diverses données.

Pour les relations Pe/Ps , les droites d'allométrie (AMR) sont significativement différentes lorsqu'on compare les classes mâle et femelle ($t = 12,77$), la classe femelle et celle des adultes des deux sexes ($t = 11,34$) ; le seuil de significativité est plus faible lorsqu'il s'agit de la comparaison de la classe des mâles et de celle des adultes des deux sexes ($t = 2,08$). Si on fait appel aux coefficients de corrélation qui accompagnent ces trois lots, on constate que la relation Pe/Ps est étroite dans le cas des individus mâles ($r = 0,8936$), moins bonne pour les individus femelles ($r = 0,8252$), intermédiaire pour l'ensemble des adultes ($r = 0,8643$). La comparaison des coefficients de corrélation qui accompagnent les relations Pe/a fournit un résultat légèrement différent : le coefficient de corrélation des femelles est cette fois élevé ($r = 0,9160$), il est plus faible chez les mâles ($r = 0,8946$) ainsi que pour l'ensemble des adultes ($r = 0,8826$). Toutefois l'analyse des pentes d'allométrie montre très nettement les analogies qui règnent entre la classe des mâles et celle des adultes des deux sexes ($t = 1,02$) et les différences hautement significatives qui apparaissent quand on isole la classe des femelles (pente des femelles/pente des mâles : $t = 30,03$; pente des femelles/pente des adultes des deux sexes : $t = 30,94$).

Ces résultats montrent que les individus mâles imposent dans une certaine mesure les caractéristiques de l'échantillonnage ; d'autre part, les nuages des points représentatifs des mâles et des femelles ne sont pas suffisamment distincts pour nous autoriser à les étudier séparément.

Cette particularité de la série d'être sous-représentée en individus femelles, en effectif et vraisemblablement en diversité, ne nous permet pas de conclure à un véritable dimorphisme sexuel au niveau des poids encéphaliques, même après les résultats que nous allons exposer ci-dessous. Nous avons en effet calculé pour chaque représentant des deux classes mâle et femelle un indice encéphalique isopondéral et un indice encéphalique isométrique (voir BAUCHOT, PLATEL et PETERMANN, 1972, pour la définition et le calcul pratique de ces indices). Dans les deux cas (isopondéral et isométrique) il existe une différence significative entre la moyenne des indices des individus mâles et celle des individus femelles. À poids somatique égal (isopondéral) ou à longueur museau-cloaque égale (isométrique), les mâles seraient donc significativement plus encéphalisés que les femelles. Ce résultat surprend après ce qui a été trouvé chez les Lézards et ne s'explique peut-être que par la nature un peu particulière de l'échantillonnage que nous avons dénoncée plus haut. L'adjonction de nouveaux individus femelles de façon à obtenir un effectif voisin de celui des mâles

serait souhaitable pour apporter une solution au problème du dimorphisme sexuel chez *Salamandra salamandra fastuosa*. Une étude comparable peut également être envisagée sur une autre espèce d'Urodèle à partir d'un échantillonnage mieux représenté à cet égard que ne l'est celui de la Salamandre analysée ici. Nous pouvons cependant retenir, pour poids encéphalique et poids somatique moyens de cette espèce, les valeurs moyennes que fournissent les 75 individus adultes, soit $P_s = 17,52$ g, le poids encéphalique étant le point qui lui correspond sur l'axe majeur réduit de pente 0,480 de la totalité de l'échantillonnage, soit $P_e = 0,0431$ g.

CONCLUSION

Les résultats que nous venons d'exposer concernent un échantillonnage d'individus appartenant à la sous-espèce *Salamandra salamandra fastuosa*, mais peuvent être, pour certains d'entre eux, considérés comme caractéristiques d'une unité systématique plus élevée (BAUCHOT et STEPHAN, 1964 ; PLATEL, 1972). Le coefficient d'allométrie de la relation pondérale encéphalo-somatique P_e/P_s a pour valeur 0,480 (AMR) chez la Salamandre, et diffère de ce que l'on connaît chez les Reptiles Sauriens, les Oiseaux Galliformes et les Mammifères. Si une telle valeur pouvait être généralisée à l'ensemble des Urodèles, ce résultat apporterait un argument en faveur de l'hypothèse qui accorde à ce coefficient d'allométrie une signification évolutive. Nous avons vu également que la longueur museau-eloaque peut être retenue comme grandeur de référence à l'égal du poids somatique. Étant donné l'apparente homogénéité de forme des Urodèles, on peut penser que cette longueur pourra servir de référence absolue entre espèces. Il est probable également que l'homogénéité de cet ordre se retrouve aussi au niveau de l'encéphale et que, par conséquent, une étude comparée de cet organe ne saurait être envisagée sans une méthode quantitative ; pour réaliser cette dernière il est nécessaire d'avoir un poids somatique et un poids encéphalique moyens caractéristiques de l'espèce qu'une étude intraspécifique comme celle-ci permet de définir. L'étude quantitative des principales masses nucléaires (et de leur variabilité), pour diverses espèces, compléterait fructueusement de nombreuses études qualitatives en permettant également une confrontation avec les résultats quantitatifs déjà donnés par quelques auteurs. Le travail que nous venons de réaliser chez la Salamandre constitue l'indispensable préalable à un tel projet.

Remerciements

Nous remercions M. le Pr GUIBÉ de nous avoir accordé les moyens de réaliser ce travail, ainsi que M. le Pr ANGELIER, M^{me} CLERGUE (Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Toulouse) et M. le Pr DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Laboratoire du CNRS à Moulis) pour leur aimable hospitalité.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUCHOT, R., 1963. — L'architectonique comparée qualitative et quantitative du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, Paris, **27**, suppl. 1 : 1-400.
- 1967. — Les modifications du poids encéphalique au cours de la fixation. *J. Hirnf.*, Berlin, **9** (3), 1966 (1967) : 253-283.
- BAUCHOT, R., et H. STEPHAN, 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta Zool., Stockh.*, **45**, 1963 (1964) : 63-75.
- BAUCHOT, R., et M.-M. GUERSTEIN, 1970. — Évolution de la taille et de la densité neuronique au cours de la croissance post-natale chez le Rat blanc, *Rattus norvegicus* (Berkenhout). *J. Hirnf.*, Berlin, **12** (4/5) : 255-265.
- BAUCHOT, R., R. PLATEL et R. PETERMANN, 1972. — La variabilité pondérale de quelques organes chez l'Agame (Margouillat) *Agama agama* (L.) (Reptilia, Sauria, Agamidae). *Zool. Anz.*, Leipzig, **188** (5/6), 1971 (1972) : 316-338.
- BAUCHOT, R., R. PLATEL, J.-M. RIDET et M. THIREAU, 1973. — L'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Are-en-eiel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta Zool., Stockh.*, **54**, 1972 (1973), : 53-64.
- FRANCIS, E. T. B., 1934. — The anatomy of the Salamander. Clarendon, Oxford, 1-xxi, 381 p.
- GOODMAN, D., et N. WEINBERGER, 1969. — An electroencephalographic study of *Necturus maculosus* (mud pury). *Physiol. Zool.*, Chicago, **42** (4) : 398-440.
- HERRICK, C. J., 1948. — The brain of the Tiger Salamander. Univ. of Chicago Press, Chicago, 407 p.
- KOSTANYAN, E., 1971. — Electron microscopie studies on the olfactory organ of the newt *Triturus vulgaris*. *Zh. Evol. Biokhim. fiziol.*, Moscou, Leningrad, **7** (4) : 96-100.
- NOLTE, A., 1953. — Die Abhängigkeit der Proportionierung und Cytoarchitektonik des Gehirns von Körpergrösse bei Urodelen. *Zool. Jb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol.*, Jena, **64** : 538-598.
- PLATEL, R., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C. r. Acad. Sci., Paris, sér. D*, **274** : 2481-2484.
- PLATEL, R., et R. BAUCHOT, 1970. — L'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia Sauria, Scincidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Zool. Anz.*, Leipzig, **184** (1/2), 1969 (1970) : 33-47.
- PLATEL, R., R. BAUCHOT et C. DELFINI, 1973. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez *Gallus domesticus* L. (Galliformes, Phasianidae). Analyse au cours de l'incubation et de la période postnatale. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, 1972 (1973) (*sous presse*).
- QUAGLIA, A., et G. MINELLI, 1968. — Ricerche sulla ultrastruttura del mesencefalo di *Triturus cristatus carnifex*. *Boll. Zool.*, Torino, **35** (4) : 389-390.
- RICHTER, W., et S. SCHULZE, 1970. — Der einfluss der experimentell erzeugten metamorphose auf das Telencephalon und das olfactorische Organ von *Ambystoma mexicanum*. *Z. mikrosk. anat. Forsch.*, Leipzig, **82** (2) : 172-248.
- RIDET, J.-M., R. BAUCHOT, C. DELFINI, R. PLATEL et M. THIREAU, 1973. — L'encéphale de *Scyliorhinus canicula* (Linné, 1758) (Chondrichthyes, Selacii, Scyliorhinidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, Roseoff, **14** (1), 1972 (1973) : 11-28.
- RÖHRS, M., 1955. — Vergleichende Untersuchungen an Hirnen verschiedener Urodelen. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **158** (2/4), 1954 (1955) : 341-420.

- SIGNORET, J., 1959. — Anatomie de la région céphalique chez *Pleurodeles waltli* Michahelles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, **84** (1) : 33-51.
- SREBRO, Z., 1970. — Neurosecretion in adult *Salamandra salamandra* L. *Folia Biol.*, Krakov, **18** (3) : 271-274.
- VIGH-TEICHMANN, I., B. VIGH et B. AROS, 1971. — Light and microscopic structure on the preoptic recess organ in the newt (*Triturus cristatus*). *Act. morphol. Acad. Sci. Hung.*, Budapest, **19** (1), 1970 (1971) : 25-41.
- WÄCHTLER, K., 1966. — Die Verbreitung von lysosomalen Enzymen im Urodelengehirn. Ein Beitrag zur Chemoarchitektonik des Zentralnervensystems niederer Wirbeltiere. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **174** (1/2), 1965 (1966) : 1-52.
- WINKELMANN, E., et L. WINKELMANN, 1970. — Experimentelle Untersuchungen zur Regeneration des Telencephalon von *Ambystoma mexicanum* nach Resektion beider Hemisphaeren. *Z. mikrosk. anat. Forsch.*, Leipzig, **82** (2) : 149-171.

Manuscrit déposé le 23 octobre 1972.

*Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 106, janv.-févr. 1973,
Zoologie 80 : 49-65.*

Achévé d'imprimer le 31 octobre 1973.